

# Les iguanes

par Charles P. Blanc

**Charles P. Blanc**  
dirige le laboratoire  
de zoogéographie de  
l'Université  
Paul-Valéry à  
Montpellier



■ Les iguanes sont des lézards qui peuplent essentiellement le Nouveau Monde. Il n'en existe pas en Europe, ni en Asie, ni en Afrique. Hors d'Amérique, on n'en rencontre qu'en trois endroits : les îles Galapagos, à 1 200 km des côtes américaines ; les îles Fidji et Tonga, à 10 000 km de l'Amérique ; et à Madagascar.

■ Il est aisé de comprendre que les iguanes américains ont pu gagner les îles du Pacifique par une émigration aléatoire sur radeau naturel. Mais la présence des iguanes à Madagascar est une énigme : un radeau venu de l'Amérique n'aurait-il pas dû rencontrer l'Afrique ? Pourquoi, dans ce cas, ne trouve-t-on pas d'iguanes ni vivants, ni fossiles, en Afrique ?

■ De nombreux chercheurs pensent que l'origine des iguanes malgaches est tout de même africaine. Certains d'entre eux remettent en question l'appartenance de ces lézards à la famille des Iguanidés. C'est l'objet d'un débat lors d'un symposium à Louisville (Etats-Unis), ce mois de décembre. Charles P. Blanc, qui a étudié la biologie des iguanes malgaches sur le terrain, montre l'intérêt d'une approche globale de ce problème et propose une hypothèse de peuplement par immigration, à partir de l'Amérique du Sud.





■ Les espèces animales et végétales ne sont pas distribuées uniformément à la surface de la planète. Chacun sait que les faunes actuelles d'Europe et d'Afrique sont bien différentes et il n'est pas très difficile d'imaginer qu'il peut y avoir des raisons climatiques à cela. Mais des zones géographiques de même climat peuvent également présenter des faunes et des flores différentes : dans les zones intertropicales de l'Amérique, de l'Afrique, de l'Asie et de l'Australie, les faunes ne sont pas identiques. Ainsi, les marsupiaux se rencontrent actuellement surtout en Australie et un peu en Amérique (de la Terre de Feu jusqu'en Virginie), mais pas du tout en Afrique, ni en Asie (cf. *la Recherche*, n° 97, p. 108, février 1979). Les singes qui peuplent les forêts amazoniennes,

comme les ouistitis ou le singe-araignée, ne se rencontrent ni en Afrique ni en Asie : inversement, les babouins et les macaques qui habitent les forêts et savanes africaines ou sud-asiatiques ne se rencontrent pas en Amérique. Il est donc évident qu'en plus du climat, d'autres facteurs tels que le hasard des peuplements et des migrations sont intervenus pour différencier la composition en espèces des faunes et des flores d'une région à l'autre de la planète.

Tout un secteur de la biologie, appelé biogéographie, est consacré à comprendre la nature et l'origine de ces différences géographiques. Certains problèmes sont résolus depuis longtemps comme, par exemple, l'existence de Camélidés de types différents en Amérique du Sud (vi-

Figure 1. Les Iguanes ont acquis une certaine célébrité en raison d'une apparence rappelant un peu celle des grands reptiles de l'ère secondaire.

En A et C, il s'agit d'iguanes américains du genre *Basiliscus* (A) et du genre *Phrynosoma* (C). Si leur aspect évoque les «monstres préhistoriques», leurs dimensions sont cependant modestes (20-30 cm).

Par contre, l'espèce *Amblyrhynchus cristatus* (B) vivant aux Galapagos peut atteindre 1,50 m de longueur. Malgré son aspect de «dinosaurien», cette espèce, qui vit en colonie nombreuse sur les rochers au bord de la mer, est inoffensive : elle se nourrit essentiellement d'algues (c'est un iguane marin). Les Iguanes des Galapagos sont aussi célèbres à un autre titre : ils ont été découverts par Darwin, lors de son voyage autour du monde à bord du *Beagle* (1831-1836). (Clichés Jacana.)



Comme les dinosaures de l'ère secondaire, certains iguanes courent debout sur leurs pattes de derrière.

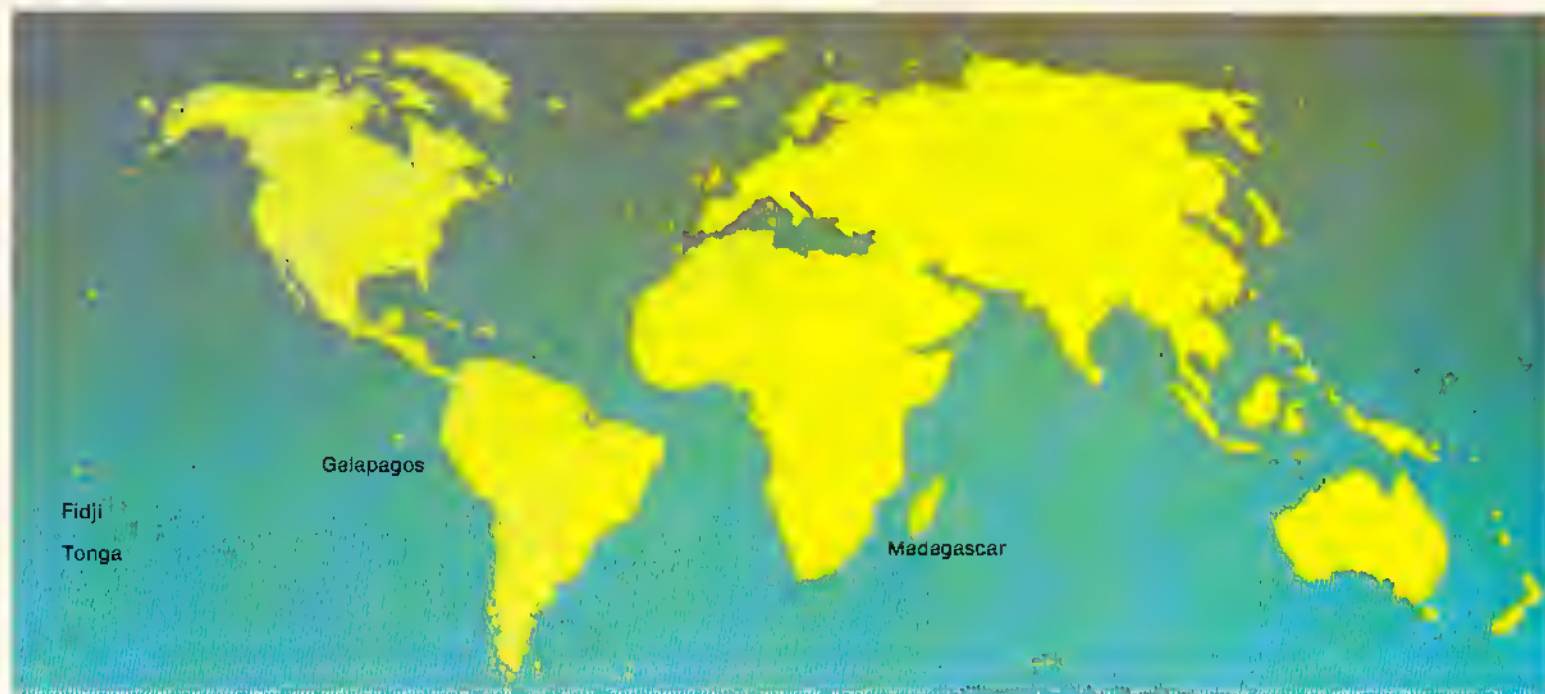


Figure 2. Les Iguanes sont, en quelque sorte, les lézards du Nouveau Monde : il n'y a pas, en Amérique, de lézards gris des murailles (famille des Lacertidés). Au contraire, les Iguanidés y représentent la famille la plus développée, comprenant soixante genres et sept cents espèces de lézards, distribués de l'Argentine aux Etats-Unis.

Hors de l'Amérique, les Iguanes ne se rencontrent qu'en trois endroits très localisés : à l'ouest du continent américain, dans les îles Galapagos (trois genres et quatre espèces) et dans les îles Fidji et Tonga (un genre et deux espèces); à l'est du continent américain, les Iguanes ne se rencontrent qu'à Madagascar (deux genres et sept espèces).

Il est aisé de comprendre comment les Iguanes du Pacifique ont pu arriver d'Amérique par peuplement aléatoire au moyen d'un radeau naturel. Par contre, comment les iguanes sont-ils arrivés à Madagascar ? Venant de l'Amérique par radeau, n'auraient-ils pas dû d'abord rencontrer l'Afrique ? Or il n'y a pas trace d'iguanes en Afrique, ni vivants, ni fossiles.

gognes et lamas) et en Afrique-Asie (dromadaires et chameaux). Ce sont des migrations par voie terrestre par le détroit de Behring et l'isthme de Panama qui expliquent cette distribution. Récemment, la dérive des continents a été invoquée pour expliquer la présence des marsupiaux en Australie et en Amérique, mais non en Afrique ou Eurasie (cf. *la Recherche*, n° 64, p. 124, février 1976). Un peuplement aléatoire de l'Amérique par radeau ou «île flottante» venu de l'Afrique a aussi été avancé ces dernières années pour expliquer la différence entre singes du Nouveau Monde et de l'Ancien Monde (cf. *la Recherche*, n° 64, février 1976, p. 124).

#### Un irritant problème.

Il existe un problème biogéographique très intrigant et qui n'a pas encore reçu de solution définitive : c'est celui des iguanes de Madagascar. En deux mots, les iguanes sont des lézards habitant essentiellement l'Amérique du Nord, l'Amérique Centrale (y compris les Antilles) et l'Amérique du Sud (fig. 2). Ils représentent en fait la famille dominante de lézards du Nouveau Monde, région géographique où n'existent pas, en revanche, de Lacertidés tels que les lézards gris des murailles si communs en Europe et en Afrique du Nord. Hors du Nouveau Monde, on trouve des iguanes seulement dans deux îles de l'Océan Pacifique : les îles Galapagos et les îles Fidji, respectivement à 1 200 et 10 000 kilomètres des côtes américaines.

Ces peuplements très localisés ont vraisemblablement été réalisés à l'aide de «radeaux flottants» partis de l'Amérique Centrale. A l'Est du Nouveau Monde, les iguanes ne se rencontrent qu'à Madagascar. Il n'y en a ni en Europe, ni en Asie, et surtout, il n'y en a pas en Afrique. Il semble même qu'il n'y en ait jamais eu, car jusqu'ici aucun fossile d'Iguanidés n'a été trouvé en Afrique. Les iguanes de Madagascar ne paraissent donc pas pouvoir être venus d'Afrique. L'Inde, l'Indonésie ou l'Australie ne peuvent pas non plus être envisagées comme lieu d'origine car on n'y trouve d'iguanes ni vivants, ni fossiles. Il n'est, dès lors, pas facile d'expliquer la présence d'iguanes à Madagascar. En effet, il ne paraît rester comme solution qu'une émigration depuis l'Amérique par «radeau flottant» à travers l'Atlantique (la distance n'est pas plus grande que celle de l'Amérique aux îles Fidji). Mais dans ce cas, ce radeau naturel aurait dû vraisemblablement rencontrer d'abord l'Afrique. Et alors, on retombe sur le même problème : pourquoi ne trouve-t-on pas trace d'iguanes en Afrique ?

Cet «irritant problème» (comme on l'a parfois qualifié) a suscité ces dernières années, diverses initiatives en zoologie. Certains auteurs ont proposé de faire des iguanes malgaches une famille zoologique distincte (famille-sœur) des iguanes américains (1). D'autres ont affirmé que les iguanes malgaches sont apparentés par certains traits anatomiques, aux camé-

léons africains (2). Ces propositions feront l'objet d'un débat en décembre prochain, lors d'un congrès sur la phylogénèse des reptiles à Louisville (Etats-Unis). Ces deux premières catégories d'initiatives, on le voit, tendent, en fait, à accorder une origine africaine ou africano-malgache aux iguanes de Madagascar. Pour ma part, en contradiction avec cette hypothèse, j'ai estimé que ces animaux pourraient bien être venus d'Amérique (3).

Je voudrais discuter dans cet article les arguments présentés de divers côtés. Certes, des discussions analogues, souvent passionnées, ont eu lieu au sujet de l'origine des iguanes malgaches, tout au long du XX<sup>e</sup> siècle. Mais le débat actuel bénéficie d'acquisitions récentes, obtenues au cours des dix dernières années, sur la biologie de ces lézards, leur comparaison avec les iguanes américains ou d'autres familles de lézards et leurs caractéristiques originales par rapport à la faune des reptiles de Madagascar.

#### Des «monstres préhistoriques» aux inoffensifs lézards de Madagascar.

Les iguanes, en tant que famille particulière de lézards, ont acquis une certaine célébrité auprès du grand public, surtout à travers le cas particulier des iguanes marins des îles Galapagos. La grande taille de ces lézards (jusqu'à 1,50 m), leur dos et leur nuque hérissés d'épines leur donnent, en effet, une allure de «monstre préhistorique» rappelant certains dino-

(1) S. Moody, com. pers., 1982.

(2) S. Renous, C.R. Soc. Biogéogr., 57, 81, 1980.

(3) C.P. Blanc, in *Iguanas of the world*, Edition Noyes, 1982.

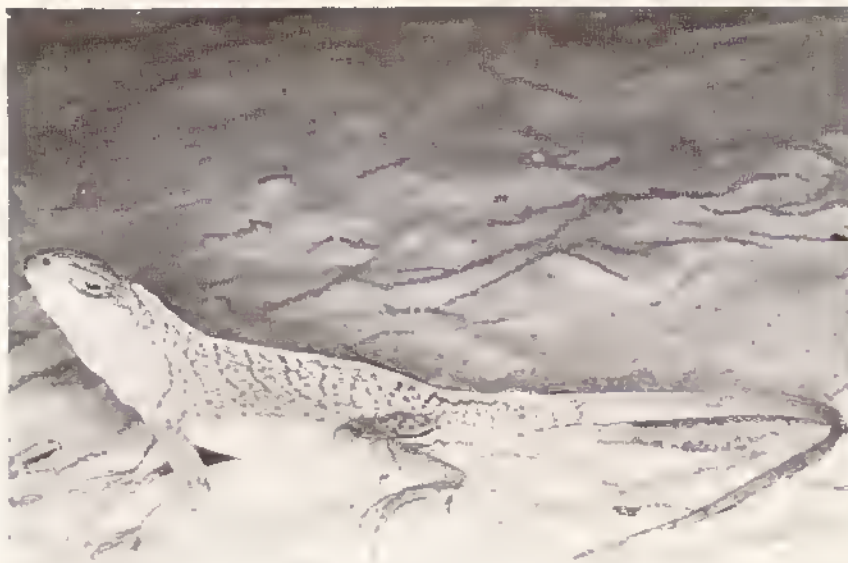


Figure 3. Les iguanes de Madagascar ont plutôt l'allure d'inoffensifs lézards que de monstres préhistoriques ! Pourtant, au premier coup d'œil, leur morphologie et leurs attitudes accusent des différences sensibles avec nos lézards européens, tel le lézard gris des murailles. On voit sur cette photo un mâle de l'espèce *Chalarodon madagascariensis* dans une position typique, la tête haut portée... Remarquez aussi la crête dorsale caractéristique de cette espèce. *Chalarodon madagascariensis* habite à même le sol dans des terrains sablonneux. Les individus se nourrissent d'insectes et creusent des terriers. Les mâles dominants délimitent des territoires qu'ils défendent contre d'éventuels concurrents par des parades ritualisées pouvant évoluer en combats spectaculaires, au cours desquels les adversaires exécutent de véritables sauts périlleux arrière tout en restant agrippés l'un à l'autre. (Cliché auteur).

saures (fig. 1B). De nombreuses espèces d'iguanes américains comme le genre *Basiliscus* présentent aussi des crêtes proéminentes sur la tête, le dos et la queue (fig. 1A). D'autres iguanes américains comme les *Phrynosoma*, sont plus ou moins hérissés de tubercules épineux, et «leur tête, ornée d'épines plus longues, évoque des répliques minuscules des dinosaures cornus de l'ère secondaire» (fig. 1C). Un autre caractère des iguanes américains rappelant aussi certains dinosaures est l'aptitude de certaines espèces comme le genre *Basiliscus*, à courir dressées sur leurs pattes de derrière.

Les iguanes américains (plus ceux des îles du Pacifique, étroitement apparentés) comprennent environ soixante genres et plus de sept cents espèces : c'est l'une des familles de lézards les plus diversifiées. De nombreux travaux ont été consacrés aux iguanes d'Amérique et des Galapagos ces vingt dernières années, par des chercheurs américains comme Richard Etheridge (San Diego, Californie), Charles C. Carpenter (Norman, Oklahoma), E.E. Williams, G.C. Gorman, R.L. Clarke, R.T. Lynn, etc. Des espèces nouvelles d'iguanes sont même souvent décrites de nos jours, notamment dans le vaste genre *Liolaemus* habitant l'Argentine et le Chili. Aux îles Fidji, une espèce nouvelle, *Brachylophus vitiensis*, a été décrite en juin 1981 par John R.M. Gibbons, de l'Université du Pacifique Sud à Suva (Fidji) (4).

Les adaptations biologiques des iguanes américains sont très variées. Certains sont terrestres, capables de vivre dans des régions arides, voire désertiques, des parois rocheuses, des montagnes. D'autres sont arboricoles, comme, notamment, les *Anolis*, l'un des genres les mieux étudiés, dont on a pu retracer les modalités de la spéciation, en liaison avec la colonisation des Petites et des Grandes Antilles, à partir des côtes sud-américaines (5).

Les régimes alimentaires fondamentalement insectivores ont évolué vers la consommation d'herbes, de fleurs, de fruits dans les genres *Dipsosaurus*, *Sauromalus* et *Iguana*, l'iguane géant (1,80 m) d'Amérique centrale. La grande majorité des iguanes américains sont ovipares. On ne connaît que quelques espèces vivipares dans les genres *Sceloporus* et *Liolaemus* vivant dans des climats montagneux, froids.

De la biologie des iguanes américains, on connaît encore assez bien à présent les procédés variés de reconnaissance intraspécifique, de défense et d'intimidation : mouvements saccadés de la tête et de la partie antérieure du corps, caractéristiques de chaque espèce ; déploiement rythmique de replis cutanés sous le cou (= fanons gulaires) mettant en évidence des coloris vifs et contrastés ; érection de crêtes ; gonflement du corps ; postures agressives curieuses, ritualisées, évoluant parfois en combats.

Les travaux consacrés aux iguanes de Madagascar sont relativement diversifiés. Il n'y a, en tout et pour tout, que deux genres et sept espèces d'iguanes à Madagascar. Les iguanes malgaches ne sont guère spectaculaires : ils rappelleraient plutôt, à première vue, nos inoffensifs lézards européens ! C'est en effet un spectacle commun à Madagascar d'observer, en saison chaude, ces lézards de dimensions somme toute modestes (10 à 30 cm), exposer leur dos aux rayons du soleil peu après le lever du jour. Cependant à l'observateur attentif, divers indices signalent des différences entre ces lézards de Madagascar et le lézard des murailles d'Europe, par exemple. Les iguanes adoptent des postures telles que le tronc et la tête sont en général beaucoup plus redressés que chez nos lézards gris. Chez *Chalarodon madagascariensis*, on peut voir des mâles «inspectant» leur territoire postés en position dressée sur leurs quatre pattes, le corps décollé du sol, la tête portée très haute (fig. 3A). Cette espèce d'iguane malgache se signale aussi par une petite crête épineuse qui part de la nuque et va jusqu'à la base de la queue. Ce n'est d'ailleurs pas seulement par ce caractère que *C. madagascariensis* a un tout petit peu l'aspect «dinosaurien» que nous évoquons plus haut pour les iguanes des Galapagos ou certains iguanes américains. *C. madagascariensis* est aussi capable, dans certaines circonstances (de fuite rapide notamment) de courir pratiquement sur ses deux pattes arrière (6). Les autres espèces d'iguanes malgaches, qui appartiennent toutes au genre *Oplurus*, sont complètement, ou presque complètement, dépourvues de crête dorsale épineuse et ne sont pas capables d'adopter une position presque bipède.

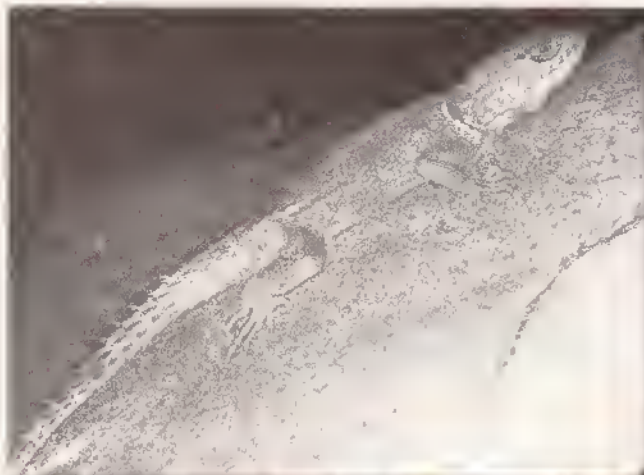
Les sept espèces malgaches étaient décrites dans leur totalité en 1900. Jusqu'aux années 1960, seul le Français F. Angel, du Muséum de Paris, avait présenté un tableau morphologique détaillé des espèces d'iguanes malgaches dans son ouvrage *Les lézards de Madagascar* (publié en 1942) (7). Mais sur la base de ce travail, il était difficile de saisir les caractéristiques biologiques propres à éclaircir l'origine de ce groupe singulier d'iguanes. C'est pour remédier à cette lacune que je consacrai une partie de mes activités lors d'un séjour de neuf ans (1962 à 1971) à l'Université de Madagascar, à une étude «sur le terrain» et en laboratoire, de la biologie, de l'écologie, des mœurs, etc., des sept espèces d'iguanes malgaches (8). Différents moments de cette recherche ont été menés en collaboration avec le zoologiste américain C.C. Carpenter et avec Françoise Blanc. D'autres chercheurs, américains comme Georges C. Gorman (Université de Californie, Los Angeles) (9) ou français comme R. Hoffstetter et J.P. Gasc (Université Paris VI) (10) ou R. Bauchot et R. Platel (Université Paris VII) (11), ont effectué, durant la même période, quelques travaux ponctuels sur les iguanes de Madagascar.

Pour tenter d'éclaircir quelque peu

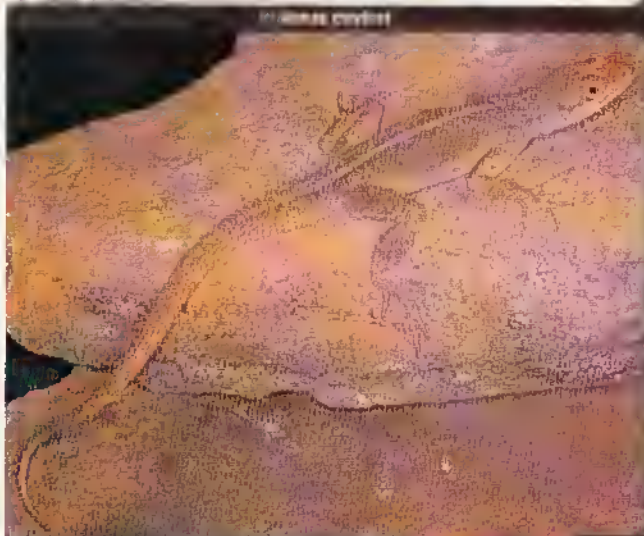
- (4) J.R.H. Gibbons, *J. of Herpetol.*, 1981.
- (5) E.E. Williams, *Evol. Biol.*, 6, 47, 1972.
- (6) C.P. Blanc, C.C. Carpenter, *J. of Herpetol.*, 3, 125, 1969.
- (7) F. Angel, *Les lézards de Madagascar*, *Mem. Acad. malgache*, n° 36, 1942.
- (8) C.P. Blanc, *Faune de Madagascar*, 45, 1977.
- (9) G.C. Gorman, A.C. Wilson, M. Nakanishi, *Syst. Zool.*, 20, 167, 1971.
- (10) R. Hoffstetter, J.P. Gasc, in G. Gans et coll. *Biology of Reptiles*, Academic Press, 1969.
- (11) R. Bauchot, R. Platel, R. Petermann, *Zool. Anz.*, 188, 316, 1972.



## Les sept espèces d'Iguanes malgaches descendent-elles d'un même ancêtre arrivé sur l'île par radeau ?



**Oplurus cyclurus**



**Oplurus grandidieri**



*Polyporus umbellatus*



**Oplurus tierinensis**



**Oplurus saxicola**

[illegible]

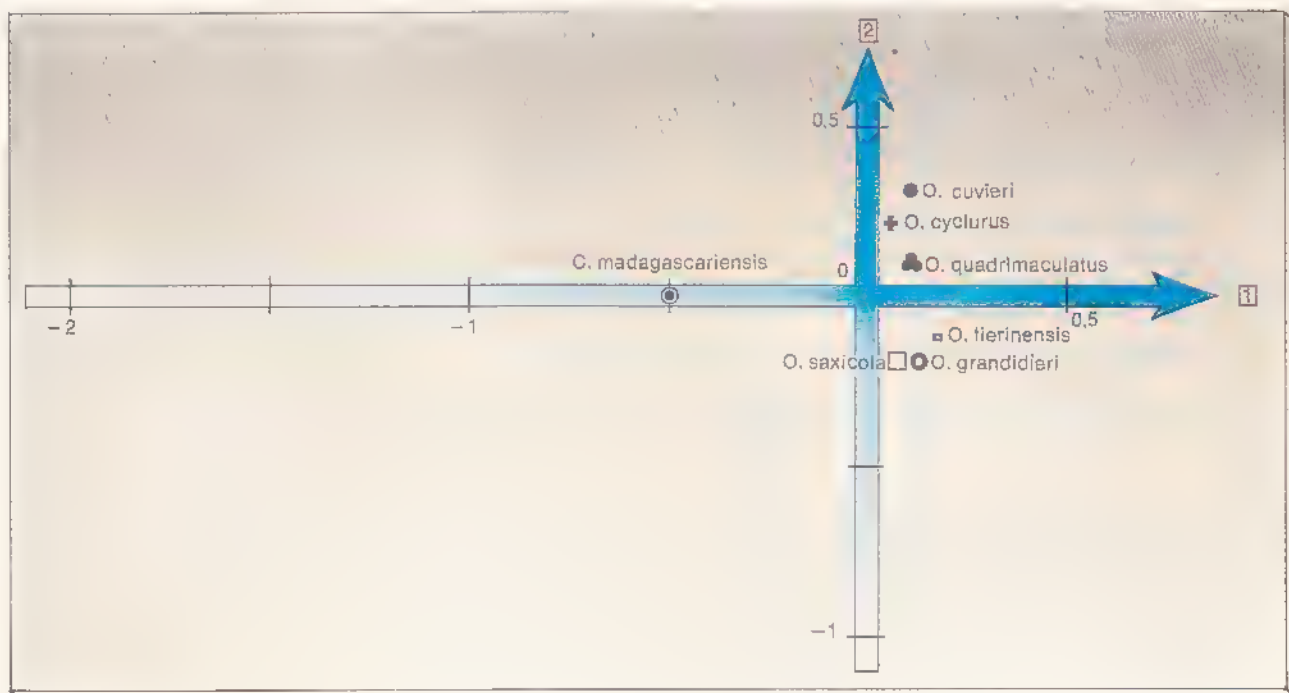


Figure 5. Cette figure est un diagramme de projection sur les deux premiers axes d'une analyse multifactorielle de cent cinq caractères biologiques des sept espèces d'Iguanes malgaches. Chacune des espèces est localisée en un point de ce diagramme et la distance relative des différents points illustre le degré de divergence ou d'éloignement de ces espèces. Ainsi, ce diagramme montre que les deux genres, *Chalarodon* et *Oplurus* sont nettement séparés le long de l'axe factoriel 1. Les *Oplurus* sont, parallèlement à l'axe factoriel 2, répartis en deux groupes reflétant leur spécialisation écologique (habitat arboricole ou rupicole). L'espèce *O. quadrimaculatus* occupe une position intermédiaire. Ce diagramme permet de dire que les Iguanes de Madagascar forment un groupe monophylétique (descendant d'un seul ancêtre commun) car la distance entre les deux genres *Chalarodon* et *Oplurus* n'est guère plus grande que la distance entre les plus éloignées des espèces d'*Oplurus*. L'espèce ancestrale se situerait, par ses caractéristiques biologiques, au voisinage du centre du diagramme. *Chalarodon madagascariensis* et *Oplurus quadrimaculatus* sont les plus proches de cet ancêtre.

l'énigme biogéographique des iguanes de Madagascar, il était important de déterminer si ces sept espèces forment, ou non, un groupe monophylétique. c'est-à-dire si elles sont assez apparentées pour qu'on puisse estimer qu'elles descendent d'une espèce ancestrale commune. S'il se révèle que c'est bien le cas, le peuplement en iguanes de Madagascar peut alors trouver son origine dans l'arrivée, par hasard, d'un «radeau flottant» amenant avec lui les individus-souche de ces iguanes. Dans le cas contraire, c'est-à-dire si les deux genres sont trop éloignés l'un de l'autre pour être issus d'une seule et même population fondatrice (réduite, le cas échéant, à une femelle fécondée ou une ponte), l'immigration par radeau devient si hautement improbable qu'une autre solution doit être recherchée.

Avant de rapporter les résultats sur le degré de parenté des iguanes malgaches, je voudrais, afin de familiariser le lecteur avec ces animaux, indiquer brièvement quelques traits caractéristiques des différentes espèces<sup>(8)</sup>. Il est maintenant établi que si toutes les espèces d'iguanes malgaches se nourrissent surtout d'arthropodes (mouches, tourmis, sauterelles, etc.), elles diffèrent par leur habitat. L'espèce *Chalarodon madagascariensis* est inféodée à des sols sablonneux où les individus creusent des terriers et y délimitent, pendant la période de reproduction, leur territoire. Les espèces du genre *Oplurus* se scindent en deux groupes : deux espèces,

*Oplurus cuvieri* et *Oplurus cyclurus*, passent la plus grande partie de leur vie sur des arbres : chaque individu «s'approprie» un arbre où il se poste pour capturer les insectes (fig. 4) et dont les cavités lui fournissent un abri. Les quatre autres espèces du genre *Oplurus* : *O. quadrimaculatus*, *O. fierinensis*, *O. grandidieri* et *O. saxicola* habitent les rochers (fig. 4B). Mais tandis que *O. quadrimaculatus* utilise les fractures assez larges de gros blocs rocheux, *O. fierinensis*, *O. grandidieri* et *O. saxicola* se réfugient dans les fissures étroites de falaises ou de dalles qui affluent à la surface du sol. Les différentes espèces d'iguanes malgaches présentent des variations morphologiques en rapport avec leur mode de vie. Ainsi les espèces arboricoles (*O. cuvieri* et *O. cyclurus*) tendent à avoir une queue courte munie de cycles d'écaillés très pointues comme les *Uromastix* (louette-queue) d'Afrique : ces iguanes se servent de leur queue comme d'un appât locomoteur dans leur progression sur les troncs d'arbres et pour clore l'orifice des cavités cylindriques où ils se réfugient. Les espèces d'*Oplurus* rupicoles (habitant les rochers), s'abritant dans les fentes étroites, c'est-à-dire *O. fierinensis*, *O. grandidieri* et *O. saxicola*, ont un corps très aplati dans le sens de la hauteur, alors que *Oplurus quadrimaculatus* qui est une espèce rupicole se cachant dans les fentes plus larges ne présente qu'un aplatissement moindre du corps. L'adaptation est donc ici bien évi-

dente. De même la crête épineuse qui s'observe, comme nous l'avons vu, sur le dos et la nuque de *Chalarodon madagascariensis*, disparaît totalement chez tous les *Oplurus* rupicoles : c'est un organe gênant pour se glisser dans les fentes des rochers ! (Les *Oplurus* arboricoles ont conservé par contre une petite crête sur la nuque).

Une autre différence entre les six espèces d'*Oplurus* et l'espèce *Chalarodon madagascariensis* est la présence de longues griffes acérées et recourbées chez toutes les premières, mais non chez la seconde : il s'agit d'une adaptation à un mode de vie où les *Oplurus* sont amenés à s'agripper à un support solide (arbre ou roche).

#### Un seul ancêtre.

D'un ensemble d'observations sur la morphologie, l'anatomie, l'écologie, le comportement et de caractéristiques chromosomiques et biochimiques concernant les sept espèces d'iguanes malgaches, j'ai pu tirer, en 1977, des conclusions sur les parentés relatives de ces espèces<sup>(8)</sup>. Plus récemment, j'ai procédé, avec la collaboration du biomathématicien J. Rouault (CNRS, Gif-sur-Yvette), à une analyse multifactorielle de cent cinq données biologiques<sup>(12)</sup> recueillies sur ces espèces : cela nous a permis de reporter suivant leur proximité, les sept espèces d'iguanes malgaches sur un diagramme de projection à deux axes (fig. 5).



**Un paradoxe : certains zoologistes  
ont suggéré que les iguanes de Madagascar  
ne seraient pas des iguanes.**

Ce résultat, qui confirme le schéma des parentés obtenu empiriquement en 1977, nous incite à conclure que le groupe des iguanes malgaches est bien un groupe monophylétique, c'est-à-dire un groupe dérivant d'un seul ancêtre commun. En effet, la distance entre les deux genres *Chalarodon* et *Oplurus* n'est guère plus grande que la distance séparant les plus éloignées des espèces au sein du genre *Oplurus*. Pour toute une série de caractères (écailles de la queue et de la nuque, mode de coloration, parade sexuelle, structure des chromosomes, caractéristiques de certaines protéines du sang...), le genre *Chalarodon* est même plus proche d'une ou plusieurs espèces d'*Oplurus* que celles-ci ne le sont entre elles.

Sur le diagramme construit à partir de l'analyse multifactorielle, les caractères projetés à proximité du centre du diagramme sont communs aux sept espèces et vraisemblablement hérités de leur ancêtre commun. Il est ainsi possible de caractériser de façon précise l'espèce-souche des iguanes malgaches en ce qui concerne sa morphologie générale, diverses caractéristiques de coloration, la disposition des écailles, la morphologie des chromosomes, les fractions des protéines du sang, etc. Ce qu'on peut dire est que l'espèce-souche des iguanes malgaches ressemblait par de nombreux aspects à *Chalarodon madagascariensis*. L'espèce qui est ensuite la plus proche de l'origine est *Oplurus quadrimaculatus*. Celle-ci est

projetée entre le groupe des *Oplurus* arboricoles (*O. cuvieri* et *O. cyclurus*) d'un côté, et le groupe des *Oplurus* rupicoles (*O. fierienseis*, *O. grandidiert* et *O. saxicola*) de l'autre.

Le groupe insulaire des iguanes de Madagascar étant un groupe monophylétique, cela signifie qu'il a évolué sur place, dans la « Grande Ile ». Peut-on, compte tenu des figures de parenté mises en évidence par l'analyse multifactorielle, et compte tenu également des caractéristiques écologiques et des modes de vie des différentes espèces, reconstituer les étapes de la formation des espèces d'iguanes malgaches ?

**Le rôle du climat et de l'habitat dans l'évolution.**

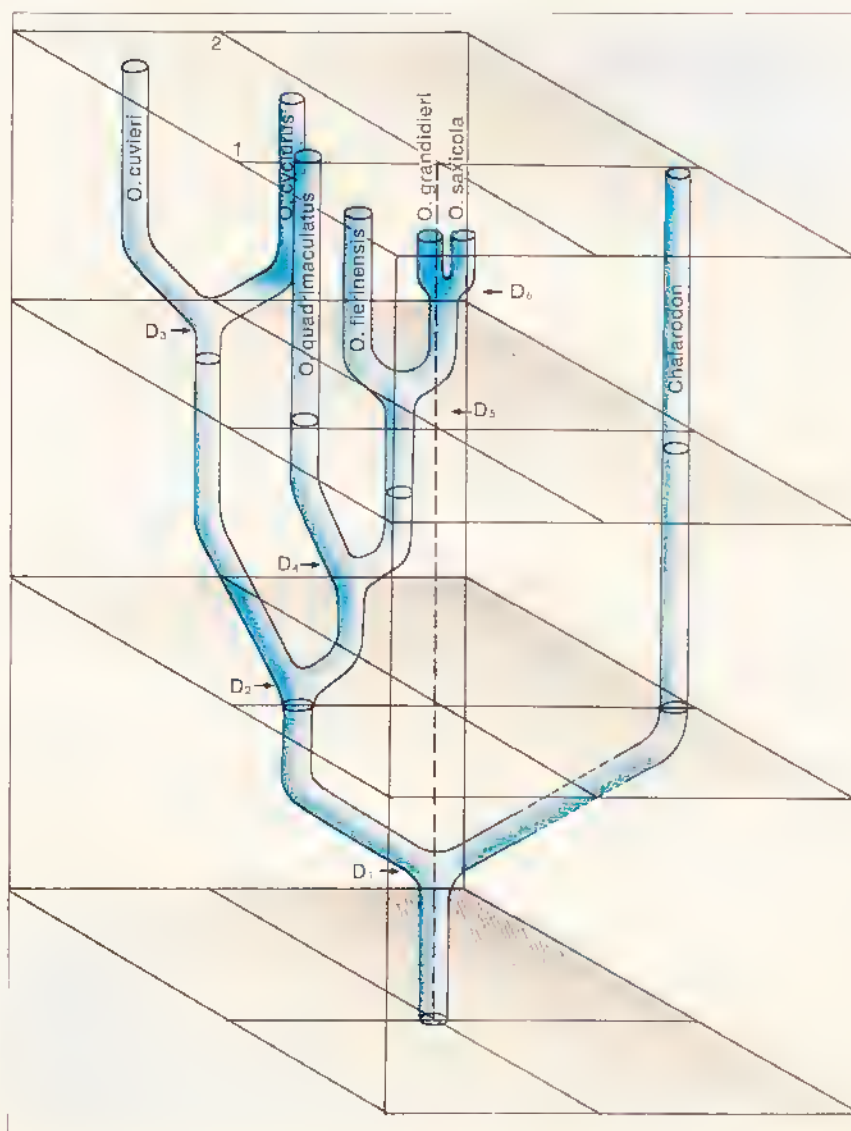
Le diagramme de projection de l'analyse multifactorielle suggère une série d'embranchements ou dichotomies (fig. 6). Il paraît y avoir eu d'abord une séparation entre les genres *Chalarodon* et *Oplurus*, puisque chacun d'eux se situe en deux positions différentes le long de l'axe factoriel n° 1 du diagramme. La deuxième séparation paraît s'être faite entre *Oplurus* arboricoles d'un côté, *Oplurus* rupicoles de l'autre. Les séparations suivantes, toujours d'après le diagramme de projection de l'analyse multifactorielle de cent cinq caractères biologiques de ces espèces, auraient abouti à scinder chacun des groupes arboricoles et rupicoles. Est-il possible de déceler quels facteurs ont pu opérer au niveau de chacune de ces scissions ? Autrement dit, quels sont les facteurs qui ont abouti à différencier chacune des espèces à partir de l'espèce ancestrale ?

Pour la scission entre *Oplurus* et *Chalarodon*, il s'agit évidemment de facteurs écologiques et éthologiques, les espèces du premier genre étant d'agiles grimpeurs sur les arbres ou, surtout, sur les rochers, la seconde menant une vie au sol (en fait, l'opposition entre *Chalarodon* et *Oplurus* est moins absolue qu'il n'y paraît : au moment du maximum de chaleur vers le milieu de la journée, les iguanes de l'espèce *Chalarodon*, pour s'éloigner du sol brûlant, peuvent escalader de très petits arbustes ramifiés ou des pierres éparpillées sur le sable).

La scission entre *Oplurus* arboricoles et *Oplurus* rupicoles n'est pas, non plus, très difficile à comprendre puisque les facteurs d'habitat sont évidents dans cette dichotomie. Il a été possible, en effet, de démontrer par l'analyse factorielle de chacun des groupes de caractères biologiques (12) et par une étude immunochimique (8), que les *Oplurus* se répartissent bien en deux groupes naturels et que leurs adaptations à l'arboricole et à la vie sur des rochers ne résultent pas de convergences morphologiques. Restent à expliquer les scissions au sein du groupe des *Oplurus* arboricoles et au sein du groupe des *Oplurus* rupicoles.

Dans le premier groupe, la séparation peut s'expliquer par des raisons climati-

Figure 6 Le diagramme de projection de l'analyse multifactorielle des caractères biologiques des iguanes malgaches permet de dresser un arbre évolutif montrant les principales scissions au cours de l'évolution. Ainsi, à partir de l'espèce ancestrale fondatrice de la lignée, la première scission, D1, sépara le genre *Chalarodon* du genre *Oplurus*. Puis la deuxième scission D2 sépara les *Oplurus* arboricoles des *Oplurus* rupicoles. La troisième scission D3 sépara les deux espèces d'*Oplurus* arboricoles, tandis que la scission D4 sépara *O. quadrimaculatus* des trois autres espèces rupicoles. Les scissions D5 et D6, enfin, individualisèrent chacune des trois espèces d'*Oplurus* rupicoles spécialisées dans l'habitat des tentes étroites des dalles rocheuses.



(12) C.P. Blanc, F. Blanc, J. Rouault, Symposium Iguanidés, Knoxville, Etats-Unis, 1979.

ques *O. cyclurus*, avec une aire de distribution très proche de celle de *Chalarodon madagascariensis*, habite le sud-ouest de l'île au climat semi-aride (fig. 8), recoupant les aires de distribution de quatre autres espèces d'*Oplurus*. *O. cuvieri* habite le nord-ouest de l'île à climat sub-humide, y compris une petite enclave près d'Ifasina. Il paraît probable que l'aire d'extension d'*O. cuvieri* traduit une adaptation spécifique à l'occupation de climats plus humides.

Pour ce qui concerne le second groupe, les facteurs qui ont guidé les scissions entre *Oplurus* rupicoles sont de deux ordres : il s'agit à la fois de préférence d'habitat et de raisons climatiques. Nous avons déjà signalé qu'*O. quadrimaculatus* occupe des fractures relativement larges dans des gros rochers, tandis que les autres *Oplurus* occupent des fentes plus étroites dans des dalles rocheuses affleurant à la surface du sol. De plus, *O. quadrimaculatus* habite toute la région sud de Madagascar, du bord de la mer jusqu'aux hauts plateaux (2 000 m) du centre de l'île (fig. 8) : cette espèce rencontre donc toutes les variations climatiques, depuis le climat aride à hivers chauds jusqu'au climat humide à hivers froids (fig. 7). *O. quadrimaculatus* est donc ce qu'on appelle en écologie, une espèce généraliste. Il est toutefois remarquable qu'elle ne pénètre pas dans l'est au climat très humide, où la nourriture est abondante.

Au contraire, les autres espèces d'*Oplurus* rupicoles sont des espèces spécialistes : si *O. saxicola* occupe tout le climat semi-aride, *O. grandidieri* est limité au sous-étage supérieur de ce climat (plus humide que l'étage inférieur), tandis que *O. fierinensis* est limité au climat aride (fig. 7). Ces espèces n'habitent d'ailleurs pas les mêmes régions géographiques (elles sont dites allopatriques) (fig. 8) et il s'ensuit que non seulement les climats qu'elles rencontrent sont différents, mais aussi leurs habitats naturels : *O. saxicola* vit dans le pays Antandroy (voir la carte) où elle trouve de grandes dalles de gneiss ; *O. grandidieri* vit dans le pays Bara où elle occupe les affleurements granito-gneissiques ; *O. fierinensis* vit dans le pays Mahafaly où elle habite des entablements et falaises calcaires. Il est donc clair que les trois espèces d'*Oplurus* rupicoles spécialistes ont dû se différencier à partir de l'espèce *O. quadrimaculatus*.

En résumé, l'analyse fine des caractères biologiques, comportementaux, écologiques, etc. des sept espèces d'iguanes malgaches nous a permis de conclure que ces sept espèces dériveraient d'un ancêtre commun et que l'évolution qui leur a donné naissance a pu se produire dans le cadre des conditions écologiques, climatiques, géologiques, etc. de Madagascar. En particulier, il est clair que cette évolution s'est produite, pour la plus grande part, dans le sud-sud-est de la «Grande Ile», dans des conditions de fort ensoleillement et d'aridité (conditions qui sont, en particulier, celles de *Chalarodon*, l'espèce la plus proche de l'espèce ancestrale). Il

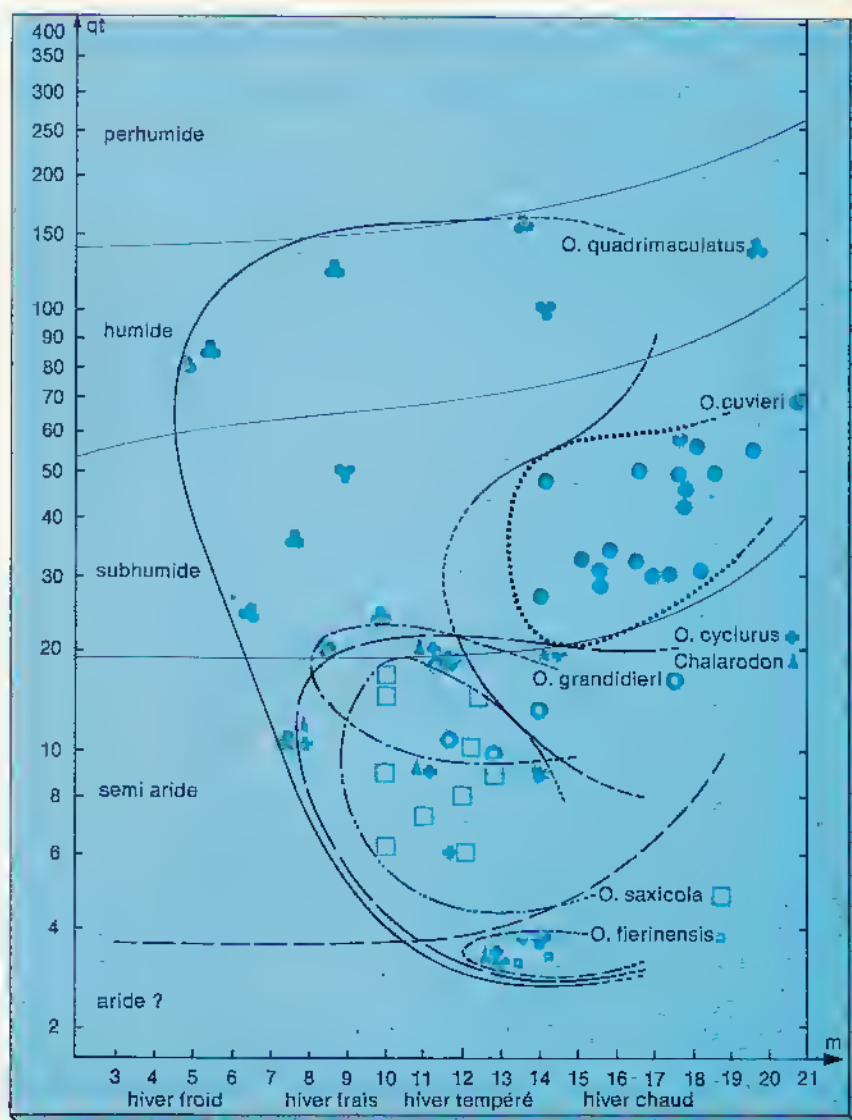
s'agit maintenant de dégager l'impact de ces conclusions dans le cadre du débat sur l'origine des iguanes malgaches. Parmi les hypothèses en présence, celles qui s'accrochent le mieux avec ces résultats acquerront la plus grande vraisemblance.

#### Une famille à part ?

Comme nous l'avons dit, devant l'«irritant problème» de l'origine des iguanes malgaches, certains auteurs ont été tentés de considérer que, en quelque sorte, les iguanes de Madagascar n'étaient que de faux iguanes. Par exemple, en 1958, Léon Croizat, biogéographe à Caracas (Venezuela), estimait, qu'à cause de leur situation géographique, les iguanes malgaches formaient un groupe zoologique différent des iguanes américains (13) et il

les rattachait à la famille des Agamidés. Ceux-ci sont des lézards d'aspect assez proche des Iguanidés (par exemple, certaines espèces sont aussi hérissées d'épines, de crêtes...) mais leur aire de distribution est centrée sur l'Inde, l'Asie et l'Afrique, aucun représentant authentique de cette famille n'existant à Madagascar. Mais un trait anatomique distingue fondamentalement les Agamidés et les Iguanidés : tous les Agamidés ont leurs dents implantées sur le dessus de l'os dentaire (denture acrodonte), tandis que celles des Iguanidés sont situées sur la face interne de cet os (denture pleurodonte). Vouloir ranger les iguanes malgaches dans la famille des Agamidés implique donc de les considérer comme des «Agamidés aberrants». Outre qu'il s'agit là d'une proposition fort discutable, divers travaux, ces

Figure 7. Ce diagramme illustre la distribution des climats dans les aires de répartition géographique des différentes espèces d'iguanes malgaches. Il est bien clair que cinq sur sept de ces espèces sont cantonnées dans les climats semi-aride à aride. *Oplurus quadrimaculatus* est une espèce «généraliste» qui supporte toute la gamme des bioclimats, de l'aride à l'humide. *Oplurus cuvieri*, par contre, occupe le seul étage sub-humide. Remarquez qu'aucune espèce ne s'est adaptée au climat per-humide de la côte orientale.

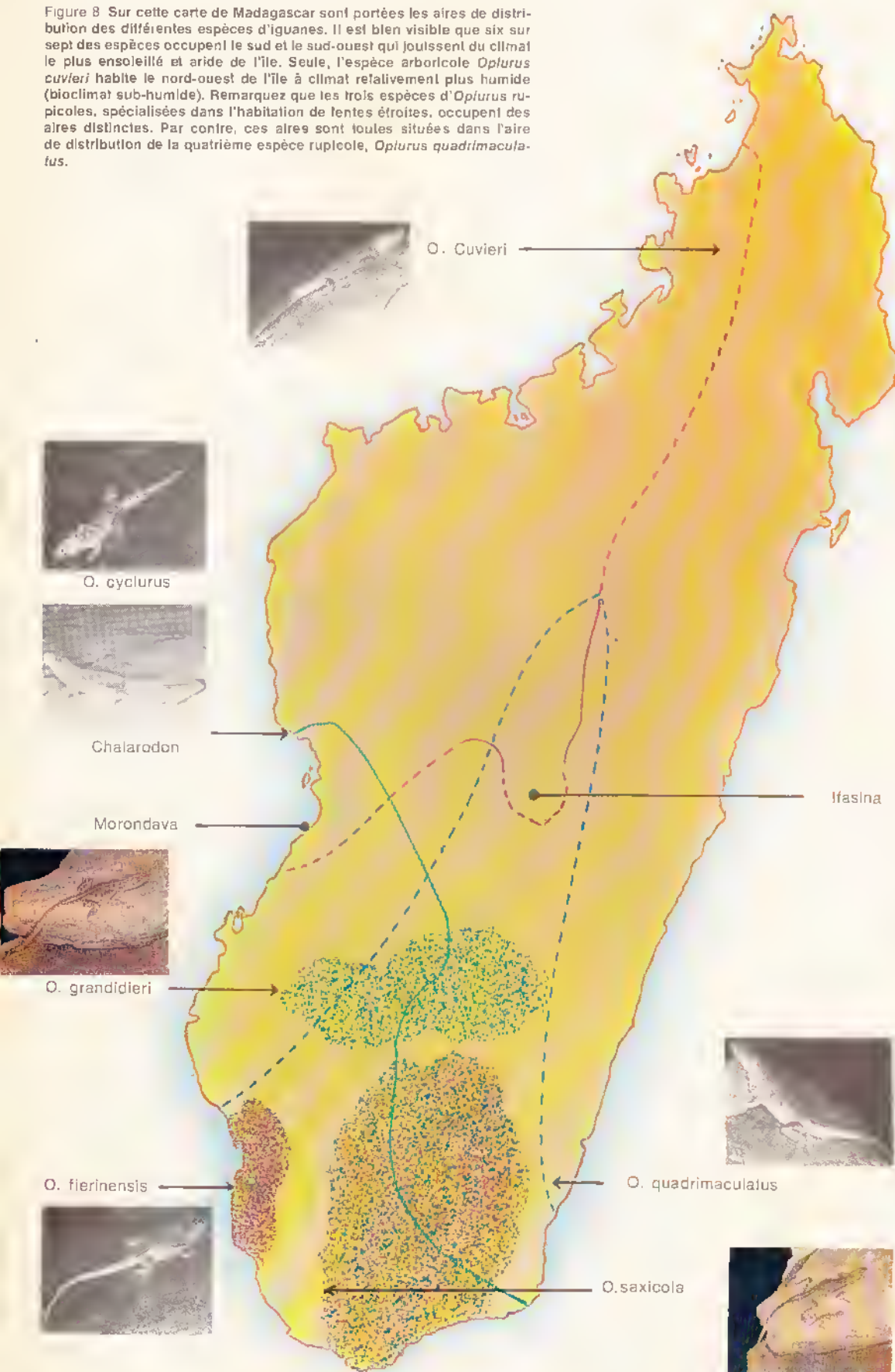


(13) L. Croizat, *Panbiogeography*, Ed. Croizat, 1958.



## Les iguanes malgaches sont-ils semblables ou non aux iguanes américains ?

Figure 8 Sur cette carte de Madagascar sont portées les aires de distribution des différentes espèces d'iguanes. Il est bien visible que six sur sept des espèces occupent le sud et le sud-ouest qui jouissent du climat le plus ensoleillé et aride de l'île. Seule, l'espèce arboricole *Oplurus cuvieri* habite le nord-ouest de l'île à climat relativement plus humide (bioclimat sub-humide). Remarquez que les trois espèces d'*Oplurus* rupicoles, spécialisées dans l'habitation de fentes étroites, occupent des aires distinctes. Par contre, ces aires sont toutes situées dans l'aire de distribution de la quatrième espèce rupicole, *Oplurus quadrimaculatus*.

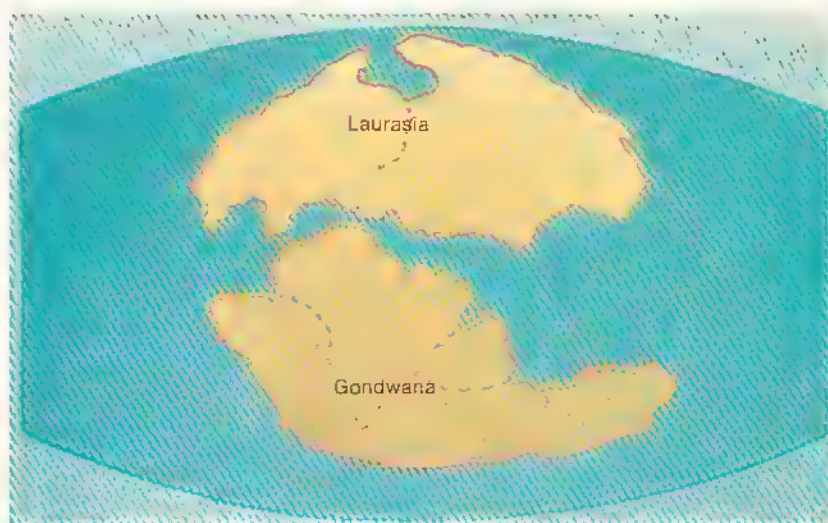


dernières années, ont mis en évidence de nombreux traits communs entre iguanes malgaches et iguanes américains.

Ainsi, j'avais pu montrer, en 1965, que le squelette de *Chalarodon madagascariensis* était organisé de manière très proche de celui d'iguanes américains<sup>(14)</sup>. En 1969, le zoologiste américain, William Presch, de l'Université de Californie à Berkeley, confirma cette observation et proposa même d'adopter l'organisation du squelette vertébral de *Chalarodon* comme type fondamental chez les Iguanidés<sup>(15)</sup>. En 1971, Georges C. Gorman et ses collaborateurs montrèrent que les caractéristiques immunologiques de l'albumine de *Oplurus cuvieri* situent indubitablement cette espèce dans la famille des Iguanidés<sup>(9)</sup>. Ils établissaient, en outre, que l'espèce *Oplurus cuvieri* se situait dans une lignée ayant fortement divergé de la lignée *Iguana iguana*, espèce typique d'Iguanidé américain. Bien d'autres ressemblances existent entre les iguanes malgaches et les iguanes américains (par exemple, des caractéristiques du comportement, tels que les mouvements de parade ritualisés chez le mâle...).

Il ne paraît donc pas réaliste de rattacher les iguanes malgaches à la famille des Agamidés. Cependant, en raison d'un certain nombre de caractères distinctifs, Scott Moody, de l'Université de l'Ohio, a proposé tout récemment (1982) d'élever les iguanes malgaches au rang d'une famille séparée : les Opluridés, constituant un groupe-frère des Iguanidés américains<sup>(1)</sup>. Quelques caractères originaux des iguanes malgaches ont été, en effet, relevés. Le zoologiste américain, R. Etheridge a montré, en 1965, que la disposition des côtes ventrales des Iguanés de Madagascar les distinguait de toutes les autres Iguanidés<sup>(16)</sup>. Plus récemment, en 1980, Sabine Renous, du Muséum d'histoire naturelle de Paris, a rapporté que certains nerfs des membres antérieurs et postérieurs des iguanes malgaches avaient une disposition différente de celles rencontrées chez les Iguanidés américains<sup>(2)</sup>. Par contre, cette innervation est identique à celle des caméléons (les caméléons forment une famille de lézards, les Caméléontidés, qui se regroupent avec la famille des Agamidés et la famille des Iguanidés dans l'infra-ordre des Iguaniens). Ainsi, pour S. Renous, les Iguanés malgaches se distinguent bien des Iguanés américains, mais elle en fait, non pas un groupe-frère de ceux-ci, mais un groupe-frère des Caméléontidés. Les Caméléontidés sont essentiellement localisés en Afrique. On en trouve aussi à Madagascar où ils ont manifestement émigré d'Afrique, par radeaux flottants, à plusieurs reprises semble-t-il.

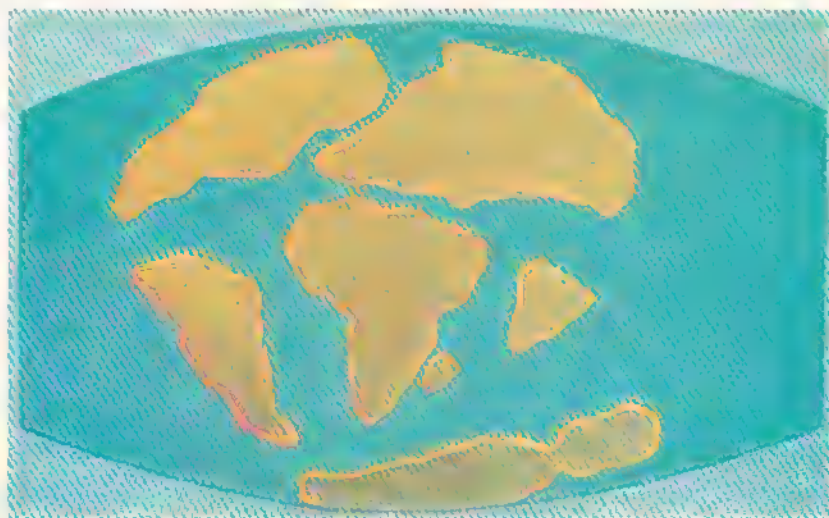
Cependant, plusieurs critiques peuvent être avancées. D'abord, la différence relevée dans l'innervation des membres n'est pas aussi absolue que cela entre les espèces d'Iguanidés américains et d'Iguanidés malgaches étudiées. La disposition des nerfs du membre postérieur qui se rencontre chez les caméléons et les Iguanidés



Trias : Début de l'ère Secondaire — 200 millions d'années



Crétacé Supérieur : Fin de l'ère Secondaire — 100 millions d'années



Paléocène : Début de l'ère Tertiaire — 75 millions d'années

dés malgaches s'observe aussi chez de nombreux iguanes américains. Surtout, il paraît bien discutable de séparer aussi nettement les iguanes malgaches des iguanes américains à l'aide d'un seul critère (l'organisation de l'innervation du membre antérieur), alors que de nombreux autres caractères, tant anatomiques que biochimiques, voire comportementaux, les rapprochent.

#### Les affinités africaines des reptiles malgaches.

Les propositions taxonomiques de S. Renous (1980) et, selon toute vraisemblance, de S. Moody (1982), évoquées ci-dessus, ont en commun d'attribuer aux iguanes de Madagascar une origine malgache ou, tout au moins, africano-malgache. Trois hypothèses biogéographiques sont actuellement en compétition en ce qui concerne le lieu d'origine de ces lézards : Madagascar, l'Afrique ou l'Antarctique. Nous allons les examiner successivement.

Une origine proprement malgache serait — sans l'impliquer — compatible avec le fait que l'évolution des iguanes de Madagascar se soit réalisée entièrement sur place dans le sud et l'ouest du pays, et avec les thèses de S. Renous ou de S. Moody qui font de ces lézards un groupe zoologique singulier. A l'encontre de cette hypothèse, il y a cependant le fait que Madagascar s'est disjoint de l'Afrique depuis plus de cent millions d'années. Il est assez invraisemblable que durant un tel laps de temps, le groupe des iguanes malgaches ait si peu évolué, ne donnant que deux genres qui restent très proches.

Pour les lignées dont on sait pertinemment, à l'aide de fossiles ou par des arguments d'anatomie comparée, qu'elles se sont isolées depuis des temps très anciens, la situation à Madagascar est bien différente (17) : de telles lignées, dites «paleo-endémiques», sont aujourd'hui représentées par des espèces isolées dans des genres ne comprenant le plus souvent qu'une seule espèce (formes qualifiées de «reliques évolutives»). C'est le cas, par

Figure 9. L'hypothèse la plus vraisemblable sur l'origine des iguanes malgaches tire parti de leur parenté étroite avec les Iguanes américains et de l'histoire de la dislocation du continent de Gondwana. Celui-ci était formé, durant l'ère secondaire, d'un seul bloc qui allait ensuite se disloquer et donner l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Inde, l'Antarctique et l'Australie. A la fin de l'ère secondaire, vers — 100 millions d'années, le bloc Amérique du Sud-Antarctique-Australie fut séparé de l'Afrique par l'ouverture de la partie sud de l'Océan Atlantique. C'est au début de l'ère tertiaire, vers — 75 millions d'années, que l'Amérique du Sud se sépara du bloc Antarctique-Australie. A ce moment-là, les iguanes peuplaient déjà l'Amérique du Sud et une partie d'entre eux put être isolée sur l'extrémité occidentale de l'Antarctique. Un radeau flottant a pu alors emporter une espèce-souche jusqu'à Madagascar. L'absence d'iguanes en Afrique s'expliquerait ainsi soit par une absence aléatoire d'immigration, soit par un échec de colonisation (humidité trop grande de la côte Est de l'Afrique, par exemple).

(14) C.P. Blanc, *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, 33, 93, 1965.

(15) W. Presch, *Copeia*, 2, 250, 1969.

(16) R. Etheridge, *Herpetologica*, 21, 161, 1965.

(17) C.P. Blanc, in *Biogeography and ecology in Madagascar*, (R. Battistini, G. Richard-Vindard, eds.), p. 501, Junk, 1972.



# Une solution plausible à l'«irritant problème» de l'origine des iguanes malgaches : ils seraient venus de l'Antarctique.

exemple, des serpents malgaches proches des boas : ils ne sont représentés que par deux espèces appartenant à deux genres apparentés mais bien différenciés : *Sanzinia* et *Acrantophis*.

La deuxième hypothèse est celle de l'origine africaine. Celle-ci est bien souvent avancée. Par exemple, le zoologiste américain, Joël Cracraft, écrivait en 1973 : «La plus grande partie de l'évolution des Iguanidés s'est réalisée en Amérique du Sud, mais ils ont dû aussi être présents en Afrique à un moment donné, pour avoir laissé des descendants à Madagascar» (18). La plupart des biogéographes qui soutiennent cette position soulignent que de très nombreux représentants de la faune reptilienne malgache sont issus de la faune africaine : caméléons, geckos (autre famille de lézards), tortues, etc. De fait, nous avons déjà dit que l'immigration des caméléons à Madagascar, par radeaux flottants, depuis la côte africaine orientale, est hautement probable. Pour les iguanes malgaches, nous avons vu que leur évolution à partir d'une seule espèce ancestrale rendait crédible leur arrivée à Madagascar par un tel radeau flottant. Celui-ci pouvait naturellement provenir de l'Afrique. La présence d'une sous-espèce d'*Oplurus* *cuvieri* (*O.c. comorensis*) dans les îles Comores, entre la côte Est de l'Afrique et Madagascar, pourrait indiquer que ces îles aient pu servir de relais à l'immigration depuis l'Afrique.

Un autre argument en faveur d'une origine africaine est aussi représenté par le cas de deux espèces malgaches de tortues et de serpents, proches de formes sud-américaines. La tortue *Erymnochelis madagascariensis* ne vit actuellement qu'à Madagascar, mais des restes fossiles de cette espèce ont été trouvés en Égypte (dans les couches datées de l'Éocène) et au Niger (à In Beceten, dans des couches datées du Crétacé supérieur). De même, on a trouvé à Madagascar une vertèbre d'un genre de serpent, aujourd'hui éteint, *Madtsolia*, dont les ancêtres fossiles ont été aussi découverts dans le même gisement d'In Beceten.

Mais, comme nous l'avons déjà souligné, on n'a jamais trouvé aucun fossile d'Iguanidés en Afrique. Bien sûr, une preuve négative n'est jamais absolue, car on peut toujours espérer mettre à jour de tels fossiles. Mais même si on les trouvait, il resterait à expliquer pourquoi les iguanes auraient disparu d'Afrique. Certains chercheurs ont évoqué la possibilité d'une concurrence avec les Agamidés, famille de lézards proches des Iguanidés, dont les aires de distribution s'excluent. Mais cette hypothèse n'est guère plausible, car la famille des Agamidés est peu diversifiée en Afrique, laissant assez de niches écologiques potentielles pour que des Iguanidés aient pu survivre.

Que les Comores aient pu jouer le rôle d'un gué pour le peuplement de Madagascar en Iguanidés est une affirmation ridicule. La population d'*Oplurus cuvieri* *comorensis* représente le cas extrême d'adaptation de cette espèce vers des cli-

mats à pluviométrie plus élevée en saison humide. Nous avons vu que l'ancêtre des Iguanidés malgaches devait être adapté à un climat très ensoleillé et sub-aride, exigence qui implique une restriction à l'encontre d'une immigration d'origine africaine. Si les iguanes malgaches étaient venus d'Afrique, ils n'auraient pu émigrer que de la côte orientale qui, soumise aux alizés, est généralement humide. Ceci limite à quelques régions seulement, même compte tenu de vicissitudes climatiques passées, les habitats possibles de ces lézards.

## Une origine probablement extra-africaine.

Il me paraît donc préférable de chercher une origine extra-africaine aux iguanes malgaches. D'où pouvait venir le radeau flottant qui amena l'espèce ancestrale des iguanes malgaches ? Pour ma part, je pense qu'il venait de l'Antarctique.

On sait qu'à la fin de l'ère secondaire, le continent de Gondwana qui occupait l'hémisphère Sud, s'est disloqué (fig. 9). Le bloc Amérique du Sud-Antarctique-Australie s'est d'abord écarté de l'Afrique par l'ouverture à l'ouest de l'Atlantique (vers - 100 millions d'années). Puis, vers - 75 millions d'années, l'Amérique du Sud s'est séparée du bloc Antarctique-Australie. Des iguanes proches de ceux d'Amérique du Sud ont alors pu se trouver isolés sur ce dernier bloc (qui s'est dissocié, à son tour, en Antarctique d'un côté, Australie - Nouvelle-Guinée de l'autre, vers - 45 millions d'années). C'est donc à partir de l'Antarctique qu'un radeau a pu dériver, emportant une espèce d'Iguanés proche des espèces américaines, et touchant Madagascar, après un voyage qui, à cette époque, pouvait être assez court, l'Antarctique étant alors moins éloigné de Madagascar qu'aujourd'hui. En tout état de cause, la présence d'Iguanés originaires d'Amérique centrale aux îles Fidji prouve que ces animaux sont susceptibles d'être dispersés sur de très grandes distances.

Nous savons que l'Antarctique a servi de voie de passage entre l'Amérique du Sud et l'Australie pour les hêtres de l'hémisphère austral (genre *Nothofagus*), les marsupiaux, des tortues et des batraciens (la *Recherche*, n° 64, p. 124, février 1976). On peut se demander pourquoi les Iguanidés n'ont pas peuplé l'Australie. Une explication est peut-être que les façades orientales des continents sont beaucoup plus arrosées, en général, que les façades occidentales. Par suite, les ancêtres des iguanes malgaches ont donc pu se trouver isolés à l'ouest du continent Antarctique lors de sa séparation d'avec l'Australie. Ainsi, tout en gardant d'étroites et importantes affinités avec les iguanes américains, leur isolement leur aurait permis de préserver les quelques caractères anatomiques originaux que nous leur connaissons : ils exprimeraient ainsi, par exemple, dans l'innervation de leur membre antérieur une diversité que l'on retrouve dans

les lignées d'Iguanés américains, pour l'innervation du membre postérieur.

On peut aussi se demander pourquoi, à partir de l'Antarctique, il n'y a pas eu d'immigration d'Iguanés en Afrique. Cela peut tenir à deux raisons : soit à un hasard de migration, soit à un échec de colonisation. Il se peut en effet qu'aucun radeau emportant des iguanes depuis l'Antarctique n'ait jamais atteint l'Afrique (de la même manière, pour des raisons de hasard, le gecko du genre *Phelsuma* a migré de Madagascar aux îles Andaman à l'est de l'Inde, mais n'a jamais peuplé les archipels, plus proches, comme ceux des Maldives). De son côté, l'échec de la colonisation de l'Afrique pourrait s'expliquer par de plus grandes difficultés de colonisation d'un milieu continental ou par le fait que les radeaux venus de l'Antarctique ont pu toucher l'Afrique sur une côte humide, inhospitalière pour les iguanes. Au contraire, Madagascar pouvait être touché par sa côte sud ou sud-est ensoleillée et sèche, donc favorable à la colonisation par les iguanes. Cette dernière hypothèse a, il me semble, le mérite de concilier une position phylogénétique des Iguanidés malgaches proche des Iguanidés sud-américains avec un schéma d'évolution à partir d'une unique souche ancestrale s'établissant dans le Sud malgache et y réalisant, en fonction de contraintes écologiques et éthologiques, une différenciation limitée (étroites affinités des deux genres *Chalarodon* et *Oplurus*).

En conclusion, je ne prétends certes pas que l'énigme de l'origine des iguanes malgaches soit définitivement résolue. Mais je suis convaincu que toute solution devrait nécessairement prendre en compte, maintenant, l'ensemble des données biologiques, écologiques, comportementales, phylogénétiques, que j'ai essayé de rapporter dans cet article. ■

## Pour en savoir plus :

### Sur les iguanes de Madagascar :

- F. Angel, «Les lézards de Madagascar». *Mém. Acad. malgache*, 36, 1, 1942.
- C.P. Blanc «Reptiles sauriens Iguanidae», *Faune de Madagascar*, 45, 1, 1977.

### Sur les Iguanidés en général : articles

- in *Biology of the Reptilia* (C. Gans, A. d'A. Bellairs, T.S. Parsons, eds.), Academic Press, 1969
- in *Lizards ecology, a symposium*, (W.W. Millstead, ed.), Univ. Missouri Press, 1967.
- G.M. Burghardt et A.S. Rand (eds.), *Iguanas of the World*, Noyes, sous presse.

### Sur la faune malgache :

- R. Battistini, G. Richard-Vindard *Biogeography and ecology in Madagascar*, Junk, 1972.
- *Faune de Madagascar*, 57 vol. parus, ORSTOM-CNRS

(18) J. Cracraft, in *Implications of continental drift to the earth sciences*, (D.H. Tarling, S.K. Runcorn, eds.), p. 373, Acad. Press, 1973.